

**Die Geschlechtsbildungsweise bei der Honigbiene
wie deren grundsätzliche Bedeutung für die Geschlechts-
bildungsfrage überhaupt.**

Von Ferd. Dickel, Darmstadt.

Motto: Die Natur arbeitet oft in äusserst verschleierten Modifikationen des gleichen Grundgesetzes. G. v. Koch.

In Entwicklungsfragen kann nur der Versuch entscheiden.

Aug. Weismann.

I. Was lehrt Dzierzon und F. Dickel hierüber?

So freudig es auch begrüßt werden muß, daß O. Dickel in seiner Abhandlung: „Zur Geschlechtsbildungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene (Biolog. Centralbl. Bd. XXXIV Nr. 11 und 12) im II. Abschnitt „Dzierzon-Dickel“ eine objektive Darstellung der Dzierzon'schen Lehre im Gegensatz zur meinigen zu bieten versucht, so ist ihm doch das ebensowenig gelungen, wie allen jenen Abhandlungen der letzten Jahre über diesen Gegenstand. Nirgends wird auch nur der Versuch unternommen, das festzustellen, was beide gemeinsam haben und worin sie sich grundsätzlich trennen. Da man aber nur dann ein sachliches Urteil über den Wert oder Unwert entgegenstehender Behauptungen fällen kann, wenn dieselben ihrem Inhalte nach scharf umgrenzt sind, so mögen beide Lehren hier zunächst neben einander gestellt sein, womit auch gleichzeitig die Geschichte der empirischen Bienenforschung kurz herangezogen werden muß.

Schon lange vor dem Auftreten Dzierzons war die Tatsache bekannt, daß unter abnormen Stockzuständen, die durch das Fehlen der Königin charakterisiert sind, Eier von paarungsfähigen Arbeitsbienen abgelegt werden, die unter allen beobachteten Entwicklungszuständen stets Drohnen ergeben. Da veröffentlichte Dzierzon im Jahre 1845 in der „Bienen-Zeitung“ zum ersten Male die weitere Entdeckung, daß auch die Königin, wenn sie sich wegen verkrüppelter Flügel nicht ins Luftmeer erheben kann und deshalb ungepaart bleibt, ebenfalls nur Eier ablegt, die ausschließlich Drohnen ergeben. Damit hatte er die Parthenogenesis entdeckt, die Tatsache nämlich, daß auch männliche Bienen (und zwar ausschließlich solche) unter abnormen Stockzuständen aus unbesamten Eiern hervorgehen können. Und auf diese Tatsache stützte er seine Lehre von der Bienenentwicklung. Aber selbst in der Abhandlung meines Sohnes wird man vergeblich nach der Angabe suchen, daß ja auch für meine Entwicklungslehre gerade diese Tatsache das unerschütterliche Fundament abgibt, ohne das sie völlig in der Luft schweben würde!!

Dzierzons erste, grundlegende, auf die Tatsache gestützte Lehre von 1852 lautete dahin: „Im Eierstock der Mutterbiene liegen nur männliche, im Samen der Drohnen nur weibliche Keime.“ So naiv und befremdend das heute auch anmutet: mir erschien der Grundgedanke, namentlich im Hinblick auf die heutige allgemeine Zerfahrenheit der Anschauung über die Geschlechtsbildungsweise, von fundamentaler Bedeutung. Dzierzon folgerte auf Grund seiner Entdeckung ganz korrekt: Wenn aus dem tatsächlich unbesamten Ei stets nur ein Männchen entstehen kann, so kann auch im Ei an sich

nur die Keimanlage für die männliche Form präformiert sein, und umgekehrt muß das weibliche präformierte Plasma im Sperma enthalten sein, da Weibchen nur aus besamten Eiern entstehen können. Da aber Dzierzon planmäßig durchgeführte Versuche mit sicher ungepaart gebliebenen Königinnen nie unternommen hat, so führte ich sie in großem Maßstab durch. Nachdem ich zehn normale Völker ihrer begatteten Königinnen beraubt hatte und ihnen mit Hilfe des Absperrgitters, das den Paarungsausflug der jungen, nachgezogenen Königinnen wegen des weit beträchtlicheren Brustumfanges verhinderte, unbegattete Mütter aufgenötigt hatte, und nachdem ich diesen Völkern alle etwa im Stock schon vorhandenen oder entstehenden Drohnen vor der Nachschaffung bzw. Reife dieser Königinnen sorgfältig entfernt hatte, konnte ich einer zuverlässigen Lösung der Frage entgegensehen.

In acht Fällen schritten bei regelmäßig abends erfolgender Reizfütterung die ungepaart gebliebenen Weibchen zur Eiablage, und in allen acht Fällen gingen aus den von ihnen in Arbeiterzellen abgelegten Eiern (wovon ich mich häufig durch Augenschein überzeugte) ausschließlich Drohnen hervor, die sogenannte „echte Buckelbrut mit unechten Drohnen“ der Imker, die Leuckart als „primäre Drohnenbrütigkeit“ bezeichnet. Die Tatsache der ausschließlichen Entstehung von männlichen Bienenformen aus unbesamten Eiern stand nun für mich unerschütterlich fest, und ich mußte somit jene Dzierzon'sche Folgerung im allgemeinen für richtig halten.

Eine Einschränkung erfuhr sie durch die Eiuntersuchungen von Petrunkevitch, zu welchen ich das Material lieferte. Er stellte fest, daß eine Nachbefruchtung des Pronucleus durch den zweiten Richtungskörper sicherlich nicht in Betracht komme bei der Honigbiene. Mein Lehrsatz lautete also von da ab: Im gereiften Eikern ist die Keimanlage für das männliche und im gereiften Samenkern jene für das weibliche Geschlecht vorgebildet.

Herrschte hiernach bezüglich dieser Lehre Dzierzons und der meinigen prinzipielle Uebereinstimmung, so konnte ich unmöglich auch die Richtigkeit der zweiten, für die heutigen Imker ausschlaggebenden Folgerung Dzierzons, inbetreff des Effektes des Samenkerns im Ei, zugeben. Sie lautete dahin: Der Samenfaden wandelt das männliche Geschlecht des Eies in das weibliche Geschlecht um, und darum können nur unbesamte Eier Männchen, dagegen besamte Eier nur Weibchen ergeben.¹⁾ Würde wirklich der männlich präformierte gereifte Eikern durch den weiblich präformierten gereiften Samenkern ins weibliche Geschlecht umgewandelt werden, dann gäbe es ja z. B. bei höheren Tieren und anderen Insekten überhaupt keine Männchen, die hier, allgemein anerkannt, doch ebenfalls aus besamten Eiern hervorgehen. Schon vor Jahren wies indessen Schönfeld die volle Unhaltbarkeit dieser auch von anderer Seite abgelehnten Folgerung Dzierzons nach.

Ich konnte nur folgern: Der gereifte Samenkern wandelt keineswegs den gereiften Eikern ins weibliche Geschlecht um, sondern im Gegenteil, er bereichert die Entwicklungsmöglichkeit des

¹⁾ Siehe „Neue Beobachtungen an den Bienen“, herausgegeben von Georg Kleine, Einbek 1869.

Eies dahin, daß nach seinem Eintritt jetzt beide Keim- anlagen mit gleicher Entwicklungsaussicht im Ei vereinigt sind. Dieser grundsätzliche Standpunkt nebst der Erwägung, daß die Bienen zu den sich geschlechtlich fortpflanzenden Tieren gehören, für sie also dieses Gesetz ebenfalls gelten müsse, wies nun von 1895 ab meinen umfangreichen Versuchen mit Bienen eine ganz bestimmte Richtung an. War es mir schon von 1877 ab, von welcher Zeit an ich mich mit praktischer und theoretischer Bienenzucht befaßte, unfäßbar gewesen, ein Tier könne, wie das Dzierzon von der Mutterbiene lehrte, willkürlich das Geschlecht der Nachkommen bestimmen, die Königin wisse, wenn sie die Zellen sehe, wie sie ihre inneren Leibes- organe einzustellen habe, um ein Ei zur Entstehung eines Männchens unbesamt abgehen zu lassen,²⁾ so hatte ich von meinem Standpunkt aus zunächst die Nachweise zu erbringen:

1. In der Bienenkolonie sind zweierlei Männchen möglich und zwar a) solche, die wie alle Tiermännchen geschlechtlicher Fort- pflanzung bei höheren Tieren aus besamten Eiern entstehen (die normalen Bienenmännchen) und b) andere, die unter abnormen, krank- haften Stockzuständen aus unbesamten Eiern entstehen. Mit diesem Nachweis würde die Wunderlehre Dzierzons von den Leistungen der Königin abgetan sein.

2. Die regelrecht gepaarte, in allen Stücken fehlerlose Königin legt nur gleichbesamte Eier in alle Zellen und kann nur in dieser Weise ablegen. Das Entwicklungsschicksal der durch die Besamung vollkommen gewordenen Eier ist völlig abhängig von den Sekret- absonderungen der Arbeitsbienen durch spezifische, geschlechts- bestimmende Substanzen für jede Bienenform.

Die Orientierung in der Bienenforschungsliteratur lieferte mir bald eine Handhabe für die tatsächliche Existenz von zweierlei Männchen und zwar in der reinrassigsten Bienensorte, die man kennt. Wilh. Vogel studierte im Auftrag der Akklimationsgesellschaft zu Berlin die ägyptische Honigbiene und veröffentlichte 1865 und 66 seine Er- gebnisse in der „Bienen-Zeitung“. Hier stellte er nun fest, daß alle normalen Bienenmännchen gleichmäßig licht behaart sind.

Neben diesen treten aber auch solche auf, die ein auffallend rotgelb gefärbtes Brustschildchen besitzen. Und mit gleicher Sicherheit stellte er fest, daß diese letzteren Männchen aus Eiern entstehen, die von ungepaarten Legetieren produziert werden. Nach Dzierzons Lehre war diese Erscheinung unerklärbar, denn sie kennt in einer echten Bienenrasse nur eine Sorte von Männchen, die alle aus un- besamten Eiern hervorgehen und einander gleichen müssen. Vogel, früher der enthusiastische Schüler Dzierzons, verlor nach dieser Fest- stellung den Glauben an die Richtigkeit der Dzierzon'schen Lehre, schwieg aber darüber, weil — wie er mir persönlich anvertraute — er nicht imstande sei, etwas Besseres an ihre Stelle zu setzen.

Auf den Weg zum Nachweis der Abhängigkeit des geschlecht- lichen Entwicklungsschicksals der Nachkommen von den Sekretab-

²⁾ Für jede andere Folgerung war Dzierzon der Weg verlegt, denn wie man versuchen mochte, eine mechanische Erklärung für jenes Wunder der Geschlechtsbestimmung durch das Spermia zu bieten, so erwiesen sich doch alle diese Versuche als hinfällig.

sonderungen der Arbeitsbienen führte mich sogar Dzierzon selbst. In seinen Streitschriften mit v. Berlepsch 1853 erklärte er gelegentlich ganz bestimmt, daß nach erfolgter Entweiselung über offener Arbeiterbrut „höher erbaute Brutzellen allerdings häufig Drohnenbrut“ enthalten. Dzierzon stellte hierüber keine weiteren Betrachtungen an, und gerade darum erschien mir diese Angabe, die außerhalb seines Vorstellungskreises über Bienenentwicklung lag, von so großer Wichtigkeit.

Daraufhin stellte ich 1896 spezielle Versuche mit den eignen Bienen an, indem ich Völkern mit tadelloser Arbeiterbrut die Mutter wegnahm. Die ersten Versuche waren von Mißerfolg begleitet. Es wurden zwar einige Zellen etwas über Normalhöhe von Arbeiterzellen gewölbt verdeckelt, aber es kamen Arbeitsbienen zum Vorschein. Nun entsann ich mich der Tatsache, daß diese verwendeten, schon oft bebrüteten Zellen wegen der vielen über einander geschichteten Kokons unmöglich durch die Tiere zur Weite von Drohnenzellen ausgedehnt werden könnten, und wohl auch die verwendeten Versuchsvölker noch zu schwach gewesen sein könnten. Deshalb wählte ich jetzt starke Kolonien, mit ganz jungen, noch leicht dehnbarem Arbeiter-Wachsbau. Damit war der Erfolg gesichert. So, wie mehrere Zellen in Königszellen gerundet wurden und hier aus den abwärtsabhängenden langen Zellen Königinnen aus Arbeiterlarven entstanden, so wurden auch einige erweitert und dann, stark wagrecht ausgezogen, verdeckelt. Aus ihnen gingen vollkommene Drohnen hervor. Diese Drohnen, die einzeln und oft zerstreut zwischen Arbeiterzellen in nachträglich erweiterten Arbeiterzellen, meist jedoch in der Nähe der Königinzellen, entstehen, seien im Gegensatz zu den aus unbesamten Eiern entstehenden als unechte Buckelbrut mit echten Drohnen bezeichnet. Echte Drohnen nenne ich sie deshalb, weil sie aus besamten Eiern bzw. Larven hervorgehen.

Als Wanderlehrer der Bienenzucht lenkte ich schon 1896 die Aufmerksamkeit meiner hessischen Schüler dieser Erscheinung zwecks weiterer Feststellung zu. Etwa 10 Tage vor den Versammlungen wurden wiederholt zweckentsprechende Entweiselungen von Völkern mit tadelloser Arbeiterbrut vorgenommen, und die Anwesenden konnten das Vorhandensein von unechter Buckelbrut mit echten Drohnen feststellen. Als ich diese Entdeckung 1898 in der „Bienen-Zeitung“ bekannt gab, da wurde sie von mehr als einem Dutzend tüchtiger Imker in der gleichen Zeitschrift als richtig bestätigt.

Auch auf anderem Weg stellte ich fest, daß das geschlechtliche Entwicklungsschicksal der Biennachkommen von Sekretzufuhren der Arbeitsbienen abhängig sein müsse. Hatte Dzierzon die Behauptung aufgestellt, die Königin könne und müsse in Drohnenzellen ausschließlich unbesamte Eier (im Gegensatz zu den übrigen Zellen) ablegen, da aus solchen allein Drohnen entstehen könnten, so war durch ältere Bienenforscher schon der Beweis für die Irrigkeit dieser Behauptung dadurch erbracht worden, daß sie nicht drohnentriebige kleinere Völker auf reinen Drohnenzellenbau verbrachten. Aber siehe da! Anstatt der erwarteten Drohnen gingen auch in diesen Zellen lauter Arbeitsbienen hervor. Da nun keiner dieser Forscher den Versuch weiter fortsetzte, und die Entstehung der wahren Drohnen aus besamten Eiern Dzierzon unbekannt war

bezw. durch ihn in Abrede gestellt wurde, so folgerten sie im Sinne desselben, die Königin wisse, daß sie unter diesen und jenen Verhältnissen keine Drohnen brauchen könne und nach längerem Zögern entschlöße sie sich daher, ausnahmsweise auch in Drohnenzellen besamte Eier abzulegen.

Nachdem ich aber durch die oben angeführten Versuche festgestellt hatte, daß selbst auf jungem Arbeiterzellenbau nach erfolgter Entweiselung häufig neben Königinnen auch Drohnen aus den nämlichen Larven nachgeschaffen werden, mußte ich mir sagen, das letztere müsse besonders auch dann eintreten, wenn die Arbeitslarven in Drohnenzellen liegen und wenn die Kolonie entweiselte werde. Alle meine dahin gerichteten Versuche bestätigten die Richtigkeit meiner Folgerung. Sie bewiesen einwandfrei sowohl den intermediären Charakter der Arbeiterlarven wie gleichzeitig die geschlechtsbestimmende Wirkung der Drüsensekrete der Arbeitsbienen auf Grundlage besamter Eier, da eine dritte Erklärungsweise dieser Versuchsergebnisse als völlig ausgeschlossen erscheint.

Es ist das große Verdienst des Bienenzüchters O. Heck zu Dudenrod (Hessen), den Imkern auf vielen Versammlungen (Salzburg, Köln etc.) den Versuch sichtbar vorgeführt zu haben. Besonders instruktiv ist der folgende: Am 1. August 1907 brachte er eine nicht mehr drohnentriebige Kolonie auf reinem Drohnenbau zur Ausstellung der Wanderversammlung deutsch.-österr.-ungarischer Bienenwirte nach Frankfurt a. M. Am gleichen Tag wurde im Beisein von Prof. Merz, Dr. Jakobsthal, Dr. med. Simon, Dr. Schmeel und den Imkern Buß, Günther und Watzel (beide letztere Dzierzonianer) konstatiert, daß sämtliche Drohnenzellen ausschließlich Arbeiterbrut in allen Stadien enthielten. Hierauf wurde die Brutwabe, auf der sich die Königin befand, mit den darauf sitzenden Bienen in eine andere Wohnung verbracht und dann wurden, um alle Eingriffe unmöglich zu machen, beide Stöcke verschnürt und versiegelt. Am 9. August waren die 7 Kontrolleure wieder zur Stelle. Die Untersuchung ergab im königinlos gemachten Stock 4 verdeckelte und eine noch offene Weiselzelle. Auf der zweiten Wabe bestand die Brut aus zu etwa $\frac{1}{3}$ flach verdeckelter Arbeiter- und $\frac{2}{3}$ hochgewölbter Drohnenbrut. Die nächsten Waben enthielten buntgemischt beide Tierformen. Zahlreiche hochgewölbte Zellen wurden geöffnet und die Insekten unzweifelhaft als Drohnen erkannt. Das mit der Königin versehene Vergleichsvölkchen dagegen ergab reine Arbeiterbrut, und nicht eine einzige hochgewölbte Zelle war vorhanden. („Die Biene“, 1907, Nr. 12).

Auch Breslau hat ähnliche Ergebnisse mit jenen Völkern auf Drohnenzellenbau erzielt, welche ich ihm vorbereitet lieferte! Seine späteren Mißerfolge dürften wohl seiner Unvertrautheit mit der Bienennatur und ihrer Behandlung zuzuschreiben sein und können als nicht einmal dargelegte Mißerfolge, wie ich solche als Anfänger im Experimentieren ebenfalls vielfach zu verzeichnen hatte, jedenfalls nicht gegen meine Lehre ausgebeutet werden, wie das durch Nachtsheim versucht wird.

Hatten schon Leuckart und Schiemenz mit aller Bestimmtheit die Bienendrüsen als die Bildungsstätten der Larvennahrung bezeichnet, die nach Schiemenz zu Unrecht als „Speicheldrüsen“

bezeichnet werden, und war durch v. Planta dieser Futtersaft für die Larven, den drei Zellentypen entsprechend, als chemisch dreifach verschieden erkannt worden, so mußte sich mit Hilfe der geschlechtlich indifferenten Arbeiterlarve durch Uebertragung in den Futtersaft der beiden Geschlechtszellen auch zeigen lassen, daß derselbe auf der einen Seite rein weiblich und auf der andern rein männlich bildend sei. In der Tat erzielte ich denn auch aus in den Futtersaft von Weiselzellen übertragenen Arbeiterlarven Königinnen und aus andern in den Futtersaft von Drohnzellen übertragenen Drohnen. Aus diesen Versuchsergebnissen ging aber auch gleichzeitig bestimmt hervor, daß der Arbeiterlarven bildende Futtersaft selbst weder männlich noch rein weiblich bildend sein könne, vielmehr seinem Charakter nach geschlechtlich unentschieden wirken müsse.

Auf Grund aller dieser Feststellungen erwies sich die Folgerung als unabweisbar: Die Königin legt normalerweise in alle Zellen — entgegen Dzierzons Behauptung — nur einerlei, d. h. besamte Eier, da ja nach Dzierzon die Entstehung dieser Drohnen aus Larven besamter Eier eine Unmöglichkeit gewesen wäre. Mußten sonach die Normaleier in Drohnzellen besamt sein, so handelte es sich nunmehr um Feststellung des Zeitpunktes der geschlechtlichen Differenzierung der Embryonen in Drohnzellen. Anfangs vermutete ich, sie erfolge alsbald nach Eintritt des Larvenzustandes, und hoffte daher, durch Uebertragung allerjüngster Larvenstadien sowohl Arbeitsbienen wie Königinnen zu erzielen. Alle meine zahlreichen dahingerichteten Versuche erwiesen sich als nicht zum Ziele führend.

Die Larven verschwanden zum größten Teil bald wieder aus den Zellen, und nur ein kleiner Teil verblieb. Von diesen letzteren gelangten sogar einige zur Verdeckelung, aber unter bis dahin ganz unbekanntem Erscheinungen, auf die ich später noch einmal zurückkomme, verschwanden sie wieder aus den schon verdeckelten Zellen. Nun versuchte ich es mit Uebertragungen von Eiern aus Drohnzellen, zunächst ohne Rücksichtnahme auf deren Alter. Unter vielen Hunderten verblieb eine geringe Anzahl. Allein sie hatten, zu Larven geworden, das gleiche Schicksal wie die übertragenen Larven selbst. Da ich nun unzähligemal die Tatsache festgestellt hatte, daß unter günstigen Entwicklungsbedingungen die Arbeiter alsbald nach der Eiablage die Zellen bekriechen, lange darin verweilen, und daß dabei ähnliche Zuckungen der noch heraussehenden Hinterleibsringe wahrnehmbar sind, wie beim Absondern von Nektar in die Zellen, so kam ich auf den Gedanken, die Geschlechtsbestimmung hänge wohl ab und falle zusammen mit den ersten Berührungen der Eier durch die Arbeitsbienen.

Der Gewinnung reichlicher, sicher noch unberührter Eier in Drohnzellen stellten sich aber unüberwindliche Hindernisse entgegen. Die von Natur aus sehr scheue Königin läßt sich bei geöffnetem Stock auch bei hergestelltem Halbdunkel nur sehr selten auf einer hinten eingehängten Wabe blicken. Tut sie dies dennoch, so flieht sie alsbald wieder, sobald man die Wabe auch nur aufs leiseste berührt.

(Fortsetzung folgt.)